Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	46	14	Brux. 15.9.1970

RECHERCHES SUR L'ECOSYSTEME FORET

SERIE E : FORETS DE HAUTE BELGIQUE

Contribution n° 7

Phytogéochimie de deux biotopes alluviaux du bassin de la Lesse ardennaise (*)

PAR

S. DENAEYER-DE SMET et P. DUVIGNEAUD

---

1. INTRODUCTION

Dans les recherches que nous poursuivons sur la phytogéochimie des écosystèmes forestiers de Haute Belgique, sous l'égide du C.N.E.G. (*) (DUVIGNEAUD et DENAEYER 1964, 1970, DUVIGNEAUD et FROMENT 1969), l'éventail des biotopes étudiés jusqu'ici ne comporte que des sites correspondant à des milieux relativement secs, allant de la plus grande richesse à la plus grande pauvreté en éléments nutritifs, et correspondant dès lors à la gamme des types d'humus forestiers allant du mull calcique au mor, en passant par le mull actif, le mull forestier et les diverses formes de moder.

Pour compléter cet ensemble, il nous a paru nécessaire d'aborder l'étude de biotopes plus humides, portant une végétation plus intimement liée à l'eau du milieu; les écosystèmes forestiers les plus concernés sont, en Haute Belgique, les aulnaies et les saussaies. Nous avons choisi, comme premier exemple, les aulnaies colonisant les berges et les îles d'un affluent de la Lesse, l'Almache ou ruisseau de Gembes, près de Daverdisse. Leur végétation, relativement bien conservée, est assez caractéristique pour une région que l'on doit situer dans le territoire écologique de l'Ardenne atlantique (DELVAUX et GALOUX 1962).

(*) Programme du Centre National d'Ecologie Générale (Bruxelles), subventionné par le Fonds de la Recherche Fondamentale Collective.

Les aulnaies en question paraissent résulter de l'exploitation en taillis d'une forêt alluviale primitive, qui a dû être une Aulnaie-Frênaie (*Alneto-Fraxinetum*). Là où elle était le plus étendue et le plus accessible, l'Aulnaie-Frênaie a été complètement défrichée et transformée en pré humide à hautes herbes (*Filipenduletum*), dont le fauchage répété a pu faire ensuite un pré plus typiquement herbacé à *Molinia coerulea*.

Il n'était pas sans intérêt de comparer la flore relativement sciadophile de la forêt à celle, nettement apparentée mais plus héliophile, du *Filipenduletum* de dégradation.

C'est ce qui nous a amené à étudier un *Filipenduletum* établi dans la vallée alluviale plus élargie d'un autre affluent de la Lesse, la Lhomme, à Mirwart, au lieu dit « Pré des Forges »; l'intérêt de ce biotope est qu'il n'a plus été touché par l'homme depuis plus de 25 ans : ni chaulage ni fauchage, ni adjonction d'un quelconque engrais; le fait que ce biotope est colonisé par une végétation extraordinairement drue de *Filipendula ulmaria* et autres « altherbosae » (jusque 25 t/ha de matière fraîche) pratiquement dépourvue d'arbres montre à quel point la forêt climax est en difficulté de réinstallation en des lieux pourtant très favorables.

Qu'il s'agisse de la forêt d'*Alnus*, ou de son pré de dégradation à *Filipendula*, on y observe une grande abondance d'espèces dites « nitrophiles », qui semblent vivre là dans leur milieu naturel; l'étude de ces espèces a retenu particulièrement notre attention, car elle peut jeter une certaine lumière sur le problème encore si controversé de la « nitrophilie ».

La présente étude ne concerne que les espèces herbacées alluviales proprement dites.

2. SITES ETUDIES (P. DUVIGNEAUD)

1. Les sols alluviaux

Qu'il s'agisse du thalweg étroit de la vallée profonde et encaissée de l'Almache à Daverdisse, ou du thalweg plus élargi de la vallée plus plate de la Lhomme à Mirwart, le matériau parent, constitué d'alluvions récentes du lit majeur de la rivière, a ceci de particulier qu'il est extrêmement pauvre en éléments colloïdaux : quelques % d'argile; le sol se compose essentiellement de limon et de sable, les particules plus fines ayant été entraînées par les eaux; il s'enrichit en éléments grossiers vers la profondeur du profil; l'horizon profond est en grande partie composé de pierres de quartzites ou quartzophyllades arrachées par la rivière aux pentes et plateaux ardennais.

C'est à cette texture légère du sol qu'il faut attribuer le peu de K disponible, et une nitrification intense due à une bonne aération; le niveau de l'eau présente de fortes oscillations saisonnières : le plan d'eau, qui descend, en pleine période estivale de végétation, à 80 cm et plus sous la surface du sol, peut remonter fortement en hiver ; il se forme ainsi

un profil de sol à gley et hydromull, caractérisé par un engorgement permanent des horizons profonds; l'horizon réduit de gley se confond généralement avec la couche de galets alluviaux; sous l'horizon A_1, où la matière organique provenant d'un cycle du carbone important permet une accumulation assez élevée de Ca^{++} et Mg^{++}, l'horizon A_2G correspondant à la zone de balancement de la nappe aquifère est sablo-limoneux, grisâtre, et tout piqué de taches de rouille.

Le tableau 1 donne les teneurs en éléments échangeables et totaux d'échantillons des horizons superficiels correspondant au maximum d'enracinement, prélevés dans l'aulnaie et dans le pré alluvial. Les ordres de grandeur sont très concordants.

2. L'aulnaie alluviale (*Alneto-Stellarietum nemorosae*) des îles de l'Almache, à Daverdisse, et les stades pionniers.

Le ruisseau de Gembes coule du Nord au Sud, puis d'Ouest en Est, à l'Ouest du village de Daverdisse, où il a creusé une vallée profonde et encaissée dans les quartzophyllades gediniens. Le thalweg est néanmoins assez large, et la rivière divague en nombreux bras séparant de nombreuses petites îles, souvent étirées dans son axe; la largeur de ces îles oscille entre 5 et 15 mètres, mais leur longueur peut atteindre 150 mètres et plus.

La rivière, à courant rapide, est peu profonde, d'environ 1 m en hiver et 60 cm en été; son lit est couvert de blocs de quartzites (de 20 cm de diamètre ou plus, de forme irrégulière mais à bords arrondis); certains gros blocs affleurent en surface, ou présentent même une partie émergée importante.

Le pH de l'eau est relativement élevé pour un ruisseau ardennais (de 6,8 à 7,2).

La formation des îles et des berges résulte entièrement de phénomènes complexes où interviendrait la succession végétale suivante :

a. Groupement d'espèces submergées.

Il se compose essentiellement de Bryophytes et Angiospermes fixées sur les pierres, et à organes végétatifs baignant dans l'eau du milieu (groupe des rhéohydrophytes submergés).

Les Bryophytes sont *Scapania undulata* et *Fontinalis antipyretica*; les Angiospermes sont *Ranunculus fluitans* et *Myriophyllum alternifolium*, qui, au cours de la saison de végétation, allongent progressivement leurs chevelus flottant entre deux eaux, jusqu'à atteindre plusieurs mètres de longueur.

b. Prairie subaquatique ou mouilleuse à Baldingère.

Baldingera arundinacea peut se fixer sur les roches submergées en hiver et au printemps à une profondeur de 20 à 30 cm par un système

TABLEAU 1

Teneurs en éléments échangeables et totaux des horizons richement enracinés des sols de deux biotopes alluviaux

	pH	K		Ca		Mg		Na		N
		échang. méq	total %	échang. méq	total %	échang. méq	total %	échang. méq	total %	total %
1. Ile dans le ruisseau de Gembes, à Daverdisse (mai 1969) :										
A 1 (3 cm)	5,2	0,20	1,1	5,9	0,13	1,4	0,44	0,06	0,30	0,29
A 21 (12 cm)	4,9	0,15	1,1	1,6	0,10	0,47	0,46	0,04	0,27	0,17
2. Pré alluvial de la Lhomme à Mirwart (juillet 1969) :										
A 1 (18 cm)	5,0	0,18	1,2	3,9	0,13	1,3	0,53	0,25	0,40	0,65

racinaire très développé et très efficace; cette espèce passe par un stade vernal de feuilles flottantes, puis, plus tard, lorsque le niveau de l'eau a baissé et que les racines sont proches de la surface, dresse dans l'air de puissantes hampes feuillées.

Caltha palustris a une éthologie assez voisine, commençant par développer au printemps des organes végétatifs et même des fleurs submergées.

Ces deux espèces (groupe des rhéohélophytes) forment l'armature d'une prairie subaquatique, où s'installent de nombreuses hélophytes en principe banales, mais qui toutes peuvent résister, au printemps, à un courant assez rapide : *Iris pseudacorus, Eupatorium cannabinum, Lysimachia vulgaris, Lythrum salicaria, Carex gracilis* ssp., *Scutellaria galericulata,* etc...

Vers la terre ferme, cette prairie retient dans ses racines des sédiments assez fins, et il se forme un sol ondulé dans les creux duquel une eau peu profonde s'écoule lentement en période de crue, mais qui se surélève petit à petit et permet l'établissement du groupement suivant.

c. Pré d'atterrissement à *Filipendula* et *Chrysosplenium*.

Ce groupement s'établit en bordure du pré mouilleux à Baldingère, dans lequel il s'installe progressivement, par accumulation d'une terre brune légère, humide en toutes saisons.

Au printemps, se développent des gazonnements souvent denses de *Chrysosplenium oppositifolium, C. alternifolium* et *Cardamine amara,* auxquels se mêlent en abondance *Ranunculus ficaria* et *Anemone nemorosa.* La Mousse *Eurynchium swartzii* dresse çà et là de fins gazonnements. On voit sortir du sol les pousses feuillées d'espèces qui, en été et en automne, constitueront une phase de végétation assez élevée et assez drue : *Stellaria nemorum, Filipendula ulmaria. Urtica dioica,* et autres espèces à caractère plus ou moins nitrophile.

Dans les stades initiaux de ce pré d'atterrissement, subsistent les espèces de la prairie mouilleuse, et spécialement *Baldingera arundinacea.*

En hiver, le groupement prend l'aspect très caractéristique d'un gazonnement ras, dense, bien vert, de tiges rampantes de *Chrysosplenium oppositifolium,* de rosettes de *Chrysosplenium alternifolium, Cardamine pratensis* et *Ranunculus repens,* et de feutrages d'*Eurynchium swartzii,* sur lequel repose une litière en décomposition avancée de tiges d'*Urtica* et *Filipendula.*

Certaines berges ou certains îlots dans la rivière, qui portent le pré d'atterrissement à *Filipendula* et *Chrysosplenium,* forment ainsi, dans le paysage entièrement défeuillé et désolé de l'hiver, des plages vertes du plus bel effet.

d. Forêt alluviale à *Alnus glutinosa* et *Stellaria nemorum.*

Le climax actuel est une aulnaie caractérisée par l'extrême abondance de *Stellaria nemorum.*

1) Les parties les plus humides (± 40 cm au-dessus du niveau de la rivière) forment un stade, probablement initial, riche en *Chrysosplenium oppositifolium* et *C. alternifolium*, et autres espèces du pré à *Filipendula; Corylus avellana* y est clairsemé, mais diverses espèces de *Salix* s'y rencontrent.

2) Le stade optimal, qui couvre la quasi-totalité des berges et des îles, présente une strate arborée dominante d'*Alnus glutinosa* et une strate arbustive dominante de *Corylus avellana; Carpinus betulus* y est moins abondant, et on y trouve çà et là quelques *Quercus robur* et *petraea, Fraxinus excelsior* et *Acer pseudoplatanus*.

Le sol est suffisamment élevé au-dessus du niveau de la rivière (70 à 100 cm) que pour ne plus jamais être submergé (sauf lors de certaines grandes inondations).

La flore au sol, d'une grande richesse, comporte les espèces nitro-hygrophytes *Stellaria nemorum* et *Impatiens noli-tangere* et un mélange de groupes écosociologiques :

— du mull forestier : abondance particulière de *Galeobdolon luteum, Anemone nemorosa, Stellaria holostea, Poa nemoralis, Phyteuma nigrum*;
— du mull actif : *Ranunculus ficaria, Adoxa moschatellina, Primula elatior, Festuca gigantea*;
— des sols humides : *Deschampsia cespitosa* codominant, *Polygonum bistorta, Cardamine pratensis, Valeriana procurrens*.

Elle comporte encore de nombreuses espèces « nitrophiles », parmi lesquelles *Urtica dioica* et *Galium aparine* jouent un rôle spécialement important; ces espèces sont accompagnées de *Senecio fuchsii, Geum urbanum, Stachys sylvatica, Rubus idaeus*, etc..

3) A mesure que le sol s'élève davantage au-dessus du niveau de la rivière, la végétation s'enrichit progressivement en espèces du groupe des hygrophytes acidoclines des sols légers : *Athyrium filix-femina, Oxalis acetosella, Dryopteris spinulosa* et *Luzula maxima*.

e. De nos jours, la succession décrite ci-dessus est plus probablement une régression, par morcellement en îles de plus en plus petites, d'une forêt alluviale jadis plus étendue. On n'observe pas de colonisation du pré d'atterrissement par de jeunes *Alnus*.

3. Le pré humide à *Filipendula ulmaria* du Pré aux Forges à Mirwart

a. Le marécage du type moyen, qui recouvre la plus grande surface du Pré aux Forges, avec, tout au long de l'année, de l'eau jusqu'à la surface du sol, est formé d'un groupement dru et élevé (jusque 2 m de hauteur) en fin de saison végétative, que nous appellerons, d'après les deux principales espèces dominantes, le *Filipenduleto-Angelice-*

tum sylvestris. Ce groupement, très fortement caractérisé en fin d'été et en automne par les milliers de parapluies correspondants aux inflorescences de l'Ombellifère, et qui dépassent une masse végétative très drue, a la composition suivante (nous ne citons que les espèces principales, la composition floristique détaillée devant être reprise dans une étude ultérieure):

Groupe des hautes herbes des marais méso-eutrophes, des bords des eaux et des forêts marécageuses :

Filipendula ulmaria	4.4
Angelica sylvestris	3.2
Lysimachia officinalis	2.2
Lycopus europaeus	2.1
Juncus effusus	1.2
Valeriana procurrens	1.1
Bromus racemosus	1.2

Groupe du « Molinion », espèces de tourbières basses enantio-hydriques :

Molinia caerulea	1.2
Juncus acutiflorus	2.2
Galium uliginosum	2.3
Cirsium palustre	2.1
Galium palustre	1.2
Succisa pratensis	1.2

Groupe d'espèces « nitrophiles » :

Urtica dioica	2.2
Galium aparine	1.2
Galium cruciatum	1.2
Galeopsis sp.	1.1

Groupe de la forêt alluviale sur terre lourde :

Quercus robur	1.1
Prunus spinosa	1.2
Crataegus oxyacantha	+.1
Crataegus monogyna	+.1
Alnus glutinosa	+.1
Salix cf aurita	1.2
Baldingera arundinacea	(3.4)
Anemone nemorosa	1.2
Iris pseudacorus	1.2
Caltha palustris	+.2

b. Si la topographie se relève légèrement, on passe à un groupement assez distinct, le *Filipenduleto-Polygonetum bistortae*

nitrophyticum, établi sur le sol humide du type mull à gley, où la nappe aquifère est au moins à 70 cm en dessous de la surface du sol en période de végétation, et encore à une profondeur de 40 cm à la mi-automne, quand presque toute la végétation aérienne, abattue au sol, forme une épaisse couche de litière brune pourrissante.

Polygonum bistorta peut dominer et de toute manière y développer, en sous-étage d'une strate plus lâche de *Filipendula*, une masse foliaire exhubérante; la biomasse des organes aériens peut atteindre 2,5 kg frais au m^2 (25 t/ha) ou encore 600 g de matière sèche au m^2 (6 t/ha).

Voici d'ailleurs un relevé synthétique de la végétation (10 ares, le 23-V-69); cette végétation extraordinairement drue, atteint 2 m de haut en fin de saison.

Groupe des hélophytes des marais méso-eutrophes, etc.:

Filipendula ulmaria	4.3
Angelica sylvestris	1.1
Lysimachia officinalis	2.1
Cirsium palustre	1.1
Stachys palustris	1.2
Polygonum bistorta	3.3
Iris pseudacorus	(1.2)

Groupe des formations alluviales :

Baldingera arundinacea	(2.2)
Petasites hybridus	(2.3)
Stellaria nemorum	+
Deschampsia cespitosa	+.2
Poa trivialis	1.2

Groupe des espèces nitrophiles :

Urtica dioica	2.2
Epilobium angustifolium	2.2 à 4.4
Senecio fuchsii	1.2
Sedum telephium	+.2
Galium aparine	2.2
Galium cruciatum	1.2
Galium mollugo fo	2.2
Heracleum sphondylium	1.1
Cirsium arvense	2.2
Rubus idaeus	1.2
Alliaria officinalis	+.2

Groupe du mull forestier :

Ranunculus ficaria	3.4
Anemone nemorosa	2.2
Eurynchium praelongum	3.2

Groupe des prairies humides :

Colchicum automnale (+.2)

C'est de ce groupement à Filipendule et Bistorte qu'il sera particulièrement question dans la présente étude.

L'intérêt est l'extraordinaire abondance des espèces « dites » nitrophiles.

On est étonné d'y voir une pareille profusion d'*Epilobium angustifolium*, qui forme localement des facies 4.4 couvrant plusieurs ares en dehors de toute coupe de bois et sur sol particulièrement humide; nous avons observé le phénomène ailleurs en Ardenne, dans la région de Martelange par exemple.

L'abondance d'*Anemone nemorosa* et de *Ranunculus ficaria* en sous-étage fait penser à des reliques d'une forêt alluviale qui n'aurait pas réussi à se réinstaller, malgré un abandon d'un minimum de 25 ans. Il y a cependant quelques rares chênes, mais rabougris et dispersés, ayant réussi à traverser le filtre d'une sélection naturelle implacable.

3. PHYTOGEOCHIMIE (S. DENAEYER-DE SMET)

1. — Remarques préliminaires

a. Comme nous l'avons déjà signalé précédemment (1970), il est difficile d'établir la composition chimique moyenne d'une plante verte « standard », tant la teneur en éléments biogènes varie suivant les grands groupes morpho-systématiques auxquels appartiennent les espèces végétales; il est préférable d'estimer les teneurs moyennes en polyéléments des principaux de ces groupes. Le tableau 2 donne ces valeurs moyennes de référence pour les groupes morpho-systématiques auxquels appartiennent les espèces forestières étudiées dans ce travail.

Notre classification en « groupes phytochimiques » est basée sur le taux foliaire en K, Ca, Mg, Na, N, S et P, en insistant spécialement sur les éléments dont la teneur est nettement supérieure ou inférieure aux teneurs moyennes des groupes morpho-systématiques auxquels appartiennent les espèces considérées. Seules, les teneurs des limbes ont été prises en considération.

Au point de vue de la nomenclature, nous utilisons des qualificatifs formés d'un préfixe indiquant le degré d'absorption (oligo-méso-poly), d'un radical désignant l'élément absorbé, et du suffixe « phore ». Une espèce riche en K sera qualifiée de « polypotassophore », une espèce pauvre en K sera qualifiée de « oligopotassophore ».

Lorsque l'accumulation d'un ou de plusieurs éléments est très importante (concentration), le suffixe « phore » est remplacé par le suffixe « sore ».

b. Des prélèvements effectués pour une même espèce, mais à deux périodes différentes de l'année, montrent qu'en dépit de certaines variations dues à l'âge (feuilles âgées moins riches en K, N et P, plus riches en Ca, Mg et S), les caractéristiques phytochimiques des espèces se maintiennent tout au long de la phase adulte.

2. Méthodes de récolte et d'analyse

Pour chacune des espèces étudiées, les analyses chimiques ont été effectuées sur des lots abondants (de l'ordre de 500 g de matière sèche) récoltés en vue de l'étude de la productivité des biotopes alluviaux. Les séparations d'organes (feuilles, tiges, organes souterrains) ont été effectuées immédiatement après la récolte; les divers échantillons ainsi obtenus ont été séchés (85 °C) le jour même dans une étuve ventilée.

Les éléments biogènes des plantes ont été analysés suivant les techniques utilisées habituellement : photométrie de flamme pour K, Ca, Na, complexométrie (complexon III) pour Mg, colorimétrie du phosphomolybdate pour P, méthode Kjeldahl pour N total, gravimétrie de $BaSO_4$ pour S.

Les cations échangeables des sols sont dosés après percolation à l'acétate neutre d'NH_4 . K, Ca, Mg, Na totaux sont déterminés après destruction du sol par HF et élimination de Fe . N total a été analysé de la même manière que dans les plantes.

3. Phytogéochimie des îles et berges du ruisseau de Gembes, à Daverdisse

a. Généralités

La principale caractéristique phytochimique de la végétation riveraine du ruisseau de Gembes est sa richesse en N. En effet, le taux de l'N foliaire de la plupart des espèces est compris entre 3,5 et 6 % et dépasse ainsi largement la teneur moyenne des plantes en cet élément (tableau 2).

Les taux du S et du P foliaires sont également, pour l'ensemble des espèces, supérieurs à la teneur moyenne des plantes en ces éléments.

En ce qui concerne le Ca, les teneurs sont assez proches des valeurs moyennes, sauf chez deux Dicotylédones manifestant une certaine consommation de luxe (3 % Ca dans les feuilles d'*Urtica dioica*, 2,6 % dans celles de *Petasites hybridus*) — ou chez les Graminoïdes, toujours très pauvres en cet élément (DENAEYER 1964).

Le taux du Mg foliaire est élevé (sauf dans les feuilles jeunes) et peut atteindre, chez certaines espèces (*Stellaria nemorum* par exemple), des valeurs deux fois supérieures à la moyenne.

Quant au taux du K foliaire, il paraît fortement influencé par la spécificité végétale. En effet, alors que chez la plupart des espèces, le taux de cet élément est particulièrement bas, chez certaines d'entre elles, il dépasse néanmoins les valeurs habituelles.

TABLEAU 2

Teneurs moyennes en polyéléments biogènes des feuilles
de divers groupes morpho-systématiques des forêts de Haute-Belgique

	en % de la matière sèche						
	Cendres	K	Ca	Mg	N	S (1)	P
Dicotylédones herbacées (53 espèces)	13,2	3,9	1,6	0,38	2,8	0,34	0,25
Monocotylédones non graminoïdes (8 espèces) ...	10,7	3,6	1,1	0,19	3,6	0,56 (2)	0,32
Graminées (10 espèces)	9,2	2,8	0,30	0,16	2,3	0,23	0,26
Cypéracées-Joncacées (4 espèces)	9,1	3,0	0,49	0,13	1,6	0,24	0,19

(1) Moyennes calculées à partir d'un nombre restreint de teneurs (4 à 10 espèces).
(2) Moyenne élevée en raison de la richesse du genre *Allium* (de l'ordre de 1 % S). Si la teneur en S de ce genre n'intervient pas dans les calculs, la teneur moyenne est : 0,33 %.

Seules, les Dicotylédones hélophytes accumulent des quantités anormales de Na.

b. Groupes phytochimiques (tableau 3)

Compte tenu des caractéristiques générales énoncées ci-dessus, nous avons distingué les groupes phytochimiques suivants:

1) Groupe des espèces polynitro-oligopotassophores

Toutes les espèces appartenant à ce groupe sont très riches en N (3 à 6 %) et très pauvres en K (1,1 à 2,8 %); elles sont généralement assez riches en S et en P et manifestent une nette tendance à la polymagnésiphorie (teneur en Mg fréquemment comprise entre 0,5 et 0,6 %).

Certaines d'entre elles accumulent des quantités de Na de 10 à 100 fois plus élevées (0,15 à 0,95 %) que les valeurs moyennes, ce pourquoi nous les avons qualifiées de « natrosores ». Il s'agit de rhéohélophytes (*Caltha palustris*) et d'hélophytes (*Eupatorium cannabinum, Lycopus europaeus* et *Lysimachia vulgaris*).

Il semble que l'accumulation de Na par les espèces hélophytes de la prairie d'atterrissement soit l'apanage des Dicotylédones. En effet, ni *Baldingera arundinacea,* qui constitue l'élément de base de la prairie d'atterrissement, ni *Iris pseudacorus,* qui appartient également au groupe des hélophytes, n'accumule Na dans leurs feuilles.

TABLEAU 3

Teneurs en polyéléments biogènes des feuilles des principales espèces herbacées constituant la végétation riveraine du ruisseau de Gembes, à Daverdisse

Groupes phytochimiques	en % de la matière sèche								
	Date	Cendres	K	Ca	Mg	Na	N	S	P
1. Espèces polynitro-oligopotassophores.									
a) natrosores									
Caltha palustris	6-V-69	11,7	2,6	1,3	0,38	0,28	5,3	0,68	0,49
Eupatorium cannabinum	30-VII-63	13,0	2,7	1,9	0,57	0,49	3,9	0,98	0,25
Lycopus europaeus	30-VII-63	10,3	2,5	1,2	0,43	0,94	3,8	0,46	0,19
Lysimachia vulgaris	30-VII-63	6,9	1,7	1,0	0,41	0,15	3,4	0,34	0,26
b) non natrosores									
Cardamine amara	6-V-69	11,6	2,8	1,3	0,48	0,028	6,3	1,4	0,54
Urtica dioïca	5-VI-69	14,8	2,4	3,0	0,62	0,010	4,8	0,80	0,31
Polygonum bistorta	6-V-69	6,6	2,3	0,38	0,44	0,011	4,8	0,22	0,42
Heracleum sphondylium	5-VI-69	10,9	2,3	1,8	0,60	0,010	4,2	0,42	0,37
Angelica sylvestris	30-VII-63	13,4	2,5	2,6	0,68	0,015	4,0	0,58	0,25
Chrysosplenium oppositifolium.	6-V-69	11,8	2,0	1,6	0,46	0,091	3,7	0,39	0,43
Chrysosplenium alternifolium .	6-V-69	7,5	1,5	1,4	0,39	0,037	3,3	0,37	0,32
Baldingera arundinacea	30-VII-63	9,0	1,8	1,1	0,63	0,013	3,6	0,55	0,20
Filipendula ulmaria	5-VI-69	4,1	1,1	0,39	0,21	0,010	3,5	0,31	0,19
	30-VII-63	6,8	1,6	1,0	0,53	0,017	3,1	0,39	0,25
2. Monocotylédones panmésophores									
Iris pseudacorus	30-VII-63	1,01	3,9	1,2	0,40	0,090	2,5	0,18	0,19
Sparganium erectum	30-VII-63	7,9	3,0	0,62	0,23	0,033	2,8	0,23	0,29
3. Graminoïdes panoligophores									
Scirpus sylvaticus	30-VII-63	7,7	2,5	0,48	0,20	0,009	2,0	0,41	0,20
Carex gracilis	30-VII-63	5,0	1,6	0,35	0,19	0,008	3,3	0,22	0,17
4. Espèces polynitropotassophores									
Petasites hybridus	30-VII-63	17,4	5,4	2,6	0,36	0,034	3,5	1,1	0,28
Stellaria nemorum	5-VI-69	11,6	4,0	1,1	0,77	0,015	4,2	0,36	0,30
Impatiens noli-tangere	30-VII-63	11,4	3,5	1,7	0,53	0,006	5,1	0,39	0,31

2) Groupe des Monocotylédones panmésophores

Il s'agit de Monocotylédones établies au bord des eaux et caractérisées par des feuilles plus ou moins charnues, dont la teneur en polyéléments biogènes est « moyenne » et fort proche des valeurs caractérisant les Monocotylédones à feuilles charnues en général (tableau 2). Les valeurs données pour N et pour P peuvent paraître un peu faibles mais il faut tenir compte de l'âge relativement avancé des feuilles analysées.

3) Groupe des Graminoïdes panoligophores

Ce groupe ne comporte que des Cypéracées et des Graminées à feuilles fibreuses, pauvres en cendres, en éléments minéraux et en N. Cette pauvreté généralisée paraît bien être un caractère propre aux Graminoïdes car elle se manifeste également dans d'autres biotopes (DENAEYER 1964, DUVIGNEAUD et DENAEYER 1970).

4) Groupe des Dicotylédones polynitropotassophores

Les espèces de ce groupe contrastent siingulièrement avec celles des groupes précédents, en raison de leur grande richesse en K (de 3,5 à 5,4 %).

Comme la plupart des espèces constituant la végétation riveraine du ruisseau de Gembes, elles sont polynitrophores; elles sont aussi assez riches en autres polyéléments, accumulant certains d'entre eux à des taux inhabituels (1,1 % S et 2,6 % Ca dans les feuilles de *Petasites hybridus*, 0,77 % Mg dans les feuilles de *Stellaria nemorum*, par exemple).

4. Phytogéochimie du pré alluvial de la Lhomme à Mirwart

a. Généralités

Toutes les espèces du *Filipenduletum* sont riches en N, dont le le taux dans les feuilles est toujours supérieur à la moyenne et fréquemment compris entre 4 et 5 %. C'est pourquoi, ces espèces peuvent toutes être qualifiées de polynitrophores. Si cette richesse en N s'accorde assez bien avec le caractère de « nitrophilie » que l'on attribue habituellement aux Dicotylédones du *Filipenduletum*, elle paraît plus étonnante chez *Baldingera arundinacea* (4,3 % N) car le taux moyen de N chez les Graminées est généralement beaucoup plus faible (2-3 %) que chez les Dicotylédones.

Chez la plupart des espèces du pré alluvial, le taux de P est élevé (sauf lorsque les feuilles sont âgées). Chez bon nombre d'espèces, le taux de S atteint également des valeurs assez élevées (0,5-0,8 %).

L'ensemble de la végétation considérée manifeste une nette tendance à la polymagnésiphorie, qui semble d'ailleurs augmenter avec l'âge des feuilles (0,97 % Mg chez *Polygonum bistorta* récolté fin juillet).

TABLEAU 4

Teneurs en polyéléments biogènes des feuilles des principales espèces alluviales du pré des Forges, à Mirwart (Vallée de la Lhomme, mai et juillet 1969)

Groupes phytochimiques	en % de la matière sèche							
	Date	Cendres	K	Ca	Mg	N	S	P
A. Espèces polynitro-oligopotassophores								
Epilobium angustifolium	29-V	7,0	1,4	1,3	0,42	5,0	0,30	0,47
Urtica dioïca	29-V	12,3	2,7	1,9	0,67	4,7	0,34	0,37
	29-VII	16,8	2,3	3,5	0,76	4,1	0,85	0,25
Angelica sylvestris	29-V	9,1	2,7	1,2	0,35	4,4	0,53	0,40
Heracleum sphondylium	29-V	9,5	2,8	1,2	0,53	4,1	0,34	0,33
Polygonum bistorta	29-V	7,9	2,4	0,83	0,58	4,1	0,49	0,34
	29-VII	8,8	1,8	1,5	0,97	3,0	0,29	0,21
Filipendula ulmaria	29-V	6,2	2,1	0,41	0,49	3,9	0,24	0,32
	29-VII	6,2	1,4	0,66	0,53	2,8	0,23	0,19
Lysimachia vulgaris	29-VII	6,1	1,8	0,76	0,33	3,1	0,29	0,23
Caltha palustris	29-V	9,6	2,1	1,4	0,35	3,8	0,55	0,38
Galium cruciatum	29-V	8,0	2,4	1,0	0,30	3,8	0,30	0,29
Baldingera arundinacea	29-V	7,4	2,0	0,43	0,28	4,3	0,55	0,31
Iris pseudacorus	29-V	9,2	2,8	1,2	0,41	3,0	0,23	0,25
Colchicum automnale	29-V	7,9	3,0	0,54	0,24	3,2	0,22	0,21
B. Espèces polynitro-mésopotassophores								
Senecio fuchsii	5-VI	10,6	3,7	1,1	0,36	5,2	0,54	0,41
Petasites hybridus	29-V	10,6	3,3	1,2	0,53	4,0	0,55	0,34
Stellaria nemorum	29-V	11,9	4,1	1,1	0,55	3,6	0,38	0,31

Le taux du Ca (0,5-1,2 %) est généralement inférieur à la normale, sauf chef *Urtica dioica*; la polycalciphorie de cette espèce est encore renforcée par l'âge (3,5 % dans les feuilles récoltées en fin de saison).

A l'exception de quelques espèces (voir paragraphe suivant), l'ensemble de la végétation du pré alluvial manifeste une indigence inattendue en K, dont la teneur est généralement comprise entre 1,5 et 2,5 %.

b. Groupes phytochimiques (tableau 4)

L'influence de la spécificité végétale sur la teneur en K foliaire permet de séparer la végétation polynitrophore du pré alluvial en deux groupes phytochimiques distincts:

1) Groupes des espèces polynitro-oligopotassophores

Ces espèces sont toutes très riches en N (3 à 5 %) et aussi en P (sauf lorsque les feuilles sont âgées) mais, par contre, très pauvres en K.

Les Monocotylédones à feuilles plus ou moins charnues *(Iris pseudacorus* et *Colchicum automnale)* constituent probablement un groupe de transition, un peu plus riche en K mais moins riche en N et en P; ceci d'autant plus que les feuilles analysées étaient jeunes.

Les espèces de ce groupes, *Senecio fuchsii, Petasites hybridus* et *Stellaria nemorum,* diffèrent essentiellement des précédentes par leur pouvoir d'accumuler des quantités beaucoup plus élevées de K dans leurs feuilles (de 3.3 à 4,1 %).

Elles sont également riches en N, S et P, ce pourquoi nous les avons appelées « Dicot. N, P, K ».

2) Groupe des Dicotylédones polynitro-mésopotassophores

Elles manifestent une tendance à la polymagnésiphorie.

Aucune des espèces établies dans le pré alluvial de Mirwart, n'accumule Na; seule *Caltha palustris,* qui colonise les berges de la Lhomme, contient des quantités anormales de cet élément dans ses feuilles (0,21 %).

4. CONCLUSIONS

Compte tenu d'une certaine diversité, illustrée par les groupes phytochimiques décrits précédemment, la végétation des biotopes alluviaux présente plusieurs caractéristiques communes qui la différencient des végétations typiquement terrestres :

1. Une richesse généralisée en N (polynitrophorie)

Cette alimentation azotée très favorable des plantes s'accorde bien avec la richesse en N du sol et les bonnes conditions de nitrification du milieu. Des études préliminaires effectuées par LARDINOIS semblent d'ailleurs indiquer que les espèces que l'on considère habituellement comme

TABLEAU 5

Comparaison de la teneur en polyéléments biogènes des feuilles de quelques espèces herbacées forestières récoltées dans divers biotopes terrestres et alluviaux

	en % de la matière sèche						
	Date	Cendres	K	Ca	Mg	N	P
Urtica dioica							
— *Quercetum mixtum* (Belvaux) … … … … … … …	2-VI-63	23,0	4,1	4,9	0,39	4,7	0,51
— *Alnetm* (Ciergnon) … … … … … … … … … …	11-V-64	16,6	3,3	3,5	0,41	4,7	0,32
— *Alnetum* alluvial (Daverdisse) … … … … … … …	5-VI-69	14,8	2,4	3,0	0,62	4,8	0,31
— Pré alluvial (Mirwart) … … … … … … … …	29-V-69	12,3	2,7	1,9	0,67	4,7	0,37
Polygonum bistorta							
— *Quercetum mixtum* (Belvaux) … … … … … … …	2-VI-63	11,2	3,9	1,1	0,53	3,6	0,29
— *Querceto-fraxinetum* (Wavreille) … … … … … …	1-VI-63	12,6	3,6	1,6	0,85	2,6	0,15
— *Alnetum* alluvial (Daverdisse) … … … … … … …	6-V-69	6,6	2,3	0,38	0,44	4,8	0,42
— Pré alluvial (Mirwart) … … … … … … … …	29-V-69	7,9	2,4	0,83	0,58	4,1	0,34
Filipendula ulmaria							
— *Querceto-fraxinetum* (Wavreille) … … … … … …	13-VII-64	8,4	2,3	0,84	0,72	3,1	0,21
— *Alnetum* alluvial (Daverdisse) … … … … … … …	5-VI-69	6,8	1,6	1,0	0,53	3,1	0,25
— Pré alluvial (Mirwart) … … … … … … … …	29-VII-69	6,2	1,4	0,66	0,53	2,8	0,19
Heracleum sphondylium							
— *Quercetum mixtum* sur calcaire (Virelles) … … … …	13-VII-63	14,9	4,5	2,1	0,34	3,0	0,24
— *Querceto-fraxinetum* (Wavreille) … … … … … …	10-VII-64	14,9	5,5	1,7	0,34	3,4	0,30
— *Alnetum* alluvial (Daverdisse) … … … … … … …	5-VI-69	10,9	2,3	1,8	0,60	4,2	0,37
— Pré alluvial (Mirwart) … … … … … … … …	29-V-69	9,5	2,8	1,2	0,53	4.1	0,33

« nitrophiles », et qui sont d'ailleurs plus riches en N, seraient des nitratophores; leurs feuilles et surtout leurs tiges contiennent en effet des quantités de nitrates supérieures à celles des autres espèces.

Les conditions édaphiques paraissent également favorables à l'alimentation en S et en P car chez la plupart des espèces, les taux du S et du P foliaires sont supérieurs à la moyenne. Dans leur ensemble, les espèces des biotopes alluviaux sont donc des plantes à *anions*, prenant au sol des quantités de N, S et P supérieures à la normale.

2. Une frugalité en K (oligopotassophorie) qui affecte la plupart des espèces

La bonne concordance, observée à ce point de vue, pour des espèces identiques établies sur les îles et les berges du ruisseau de Gembes et dans le pré alluvial de Mirwart, semble bien indiquer qu'il s'agit d'un caractère propre aux végétations alluviales. Cette hypothèse est d'ailleurs renforcée par la comparaison de la teneur en K de populations diverses d'un certain nombre de ces espèces établies, d'une part dans les biotopes alluviaux étudiés, d'autre part dans des biotopes plus typiquement terrestres. Le tableau 5 montre, qu'en dehors des biotopes alluviaux, l'alimentation potassique des espèces considérées est toujours bonne, certaines d'entre elles accumulant dans leurs feuilles des quantités de K nettement supérieures à la moyenne.

Il est probable que l'absorption réduite du K par la plupart des espèces des biotopes alluviaux peut être mise en rapport avec la texture particulièrement grossière (absence d'argile) et la pauvreté en K, tant échangeable que total, du substrat.

Malgré les mauvaises conditions d'alimentation en K, quelques espèces sont néanmoins capables d'accumuler des quantités importantes de cet élément dans leurs feuilles (3,5 à 5,4 %). Il s'agit de *Petasites hybridus, Stellaria nemorum, Senecio fuchsii* et *Impatiens noli-tangere*, qui, contrairement aux autres espèces poussant à leurs côtés, se comportent donc comme des polynitropotassophores strictes.

3. Un taux de Ca assez faible

Bien que le niveau du Ca échangeable du sol ne soit pas particulièrement bas, grâce à un cycle rapide de cet élément, le taux du Ca dans l'ensemble des végétations alluviales est assez bas, exception faite de quelques espèces *(Urtica dioica, Angelica sylvestris, Petasites hybridus)* accumulant cet élément en fin de végétation.

L'alimentation en Mg paraît, par contre, plus favorisée que celle du Ca, car chez bon nombre d'espèces, la teneur en Mg foliaire dépasse nettement la moyenne.

Dans les formations alluviales étudiées, la spécificité phytochimique des espèces végétales se manifeste d'une manière moins nette que dans les groupements forestiers de terre ferme.

L'ensemble des espèces pouvant se caractériser par une richesse en N et une pauvreté en K, il est difficile de les classer en groupes phytochimiques distincts. De même, cette difficulté se retrouve dans le classement des espèces des formations alluviales en groupes écosociologiques distincts.

Cela n'infirme en rien l'existence de groupes écosociologiques et phytogéochimiques, mais ceux-ci seraient, dans le cas présent, des groupes très vastes, à sociabilité très marquée, ne permettant que d'une façon limitée, l'intrusion de groupes compétitifs dans les tapis végétaux qu'ils forment.

UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES
LABORATOIRE DE BOTANIQUE SYSTÉMATIQUE
ET D'ECOLOGIE
DIRECTEUR : PROF. P. DUVIGNEAUD
28 AVENUE P. HÉGER, BRUXELLES

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

BODEUX, A.
1955. *Alnetum glutinosae.* (Mitt. Flor. soz. Arbeitsgem., N. F., 5, pp. 114-137.)

DELVAUX, J. et GALOUX, A.
1962. *Les territoires écologiques du Sud-Est belge.* (Surveys écologiques régionaux. Travaux du C. N. E. G. (Stencil) 2 vol., 311 p.)

DENAEYER-DE SMET S.
1964. *Note sur la composition minérale des graminées et plantes graminoïdes des tapis végétaux naturels de Belgique.* (Bull. Soc. roy. Bot. belg., 97, pp. 19-25.)

DUVIGNEAUD, P.
1949. *Classification phytosociologique des tourbières de l'Europe.* (Bull. Soc. roy. Bot. belg., 81, pp. 59-129.)

DUVIGNEAUD, P. et DENAEYER-DE SMET, S.
1964. *Le cycle des éléments biogènes dans l'écosystème forêt.* (Lejeunia, N. S. 28, pp. 1-148.)
1968. *Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du bassin de l'Ebre.* (Bull. Soc. roy. Bot. belg., 101, pp. 279-291.)
1970. *Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute Belgique.* [(Ecologia Plantarum (V. pp. 1-32)].

DUVIGNEAUD, P. et FROMENT, A.
1969. *Eléments biogènes de l'édaphotope et phytocénose forestière.* (Recherches sur l'Ecosystème forêt. Forêts de Haute Belgique. Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 45, 25, pp. 148.)

ELLENBERG, H.
1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* (Stuttgart. Eugen Ulmer, 943 p.)

LARDINOIS, V.
1969. *Contribution à l'étude des espèces nitrophiles.* (Mémoire non publié, Laboratoire de Botanique Systématique et d'Ecologie, Université Libre de Bruxelles.)

LOHMEYER, W.
1957. *Der Hainmieren - Schwarzerlenwald.* [Stellario-Alnetum glutinosae (KÄSTNER, 1938) Mitt. Flor., soz. Arbeitsgem., N. F., 6-7, pp. 247-257.]

NOIRFALIZE, A. et SOUGNEZ, N.
1961. *Les forêts riveraines de Belgique.* (Bull. Jard. Bot. Etat. 31, 1, pp. 199-287.)

OBERDORFER, E.
1953. *Der europäische Auenwald.* (Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl., 12, pp. 23-70.)

SOUGNEZ, N. et THILL, A.
1959. *Texte explicatif de la planchette de Grupont 195 W.* (Carte de la végétation de la Belgique, I. R. S. I. A., Bruxelles.)

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Rue de la Limite 21 — 1030 Bruxelles